

*Александр Алексеевич ПРОТАСОВ —  
Институт гидробиологии НАН  
Украины, Киев, Украина*

УДК 574. 586:168.521

## **КОНЦЕПЦИИ ПЕРИФИТОЛОГИИ НА ФОНЕ НЕКОТОРЫХ ТЕНДЕНЦИЙ РАЗВИТИЯ СОВРЕМЕННОЙ ГИДРОБИОЛОГИИ**

*АННОТАЦИЯ. Рассмотрены концептуальные положения перифитологии как одного из разделов гидробиологии, исследующего экологическую группировку перифитон. Обсуждаются вопросы взаимосвязи таких научных дисциплин, как экология и гидробиология. Последняя рассматривается как наука о живом веществе гидросферы, его специфической структурированности и сгущениях в гидросфере.*

*The main concepts of Periphytology as hydrobiological science are reviewed. The interactions between Hydrobiology and Ecology as scientific disciplines have been discussed. Hydrobiology is considered to be a science of living matter, structuring and clots in the hydrosphere.*

Изучение экологических группировок гидробионтов традиционно является приоритетным в гидробиологических исследованиях. Одна из группировок гидробионтов, перифитон, до настоящего времени исследуется гораздо менее интенсивно, чем, например, планктон или бентос. Одной из причин такого положения является, на наш взгляд, все еще слабая разработанность основных концептуальных положений этого раздела гидробиологии. Задачей данной работы является рассмотрение наиболее важных концепций перифитологии, а также некоторых понятий гидробиологии в связи с определенными тенденциями «экологизации» биологических (и не только биологических) наук в настоящее время. Нельзя не согласиться с точкой зрения Г. В. Никольского, который отмечал, что от того, насколько ясно определены предмет и задачи науки, зависят направленность поиска и значимость полученных результатов [1]. Мы далеки от мысли, что в рамках одной статьи сможем полно рассмотреть все проблемы перифитологии, тем более гидробиологии, однако анализ, обсуждение и уточнение некоторых понятий нам представляется необходимым.

Перифитология — раздел гидробиологии, в рамках которого изучается перифитон как экологическая группировка гидробионтов, имеет, как и любая дисциплина, ряд основных, ключевых концептуальных положений. В качестве таковых можно выделить, на наш взгляд, три. Это — концепция экологической группировки гидробионтов вообще и перифитона в частности, концепция специфичности контурных и внутренних биотопов в гидросфере и положение о характере, локализации и происхождении субстрата, на котором обитают организмы перифитона.

Сам термин «перифитон» образован от греческого  $\text{περιφύω}$  — приращивать кругом, обрастать, расти со всех сторон, окружать, был введен в науку известным гидробиологом А. Л. Бенингом. Относительно экологических группировок гидробионтов он писал: «... во всяком более или менее значительном водоеме мы наблюдаем следующие большие и развитые в совершенно различных по своему физическому состоянию ее частях группы организмов...» [2, с. 291]. Далее он перечисляет планктон, нектон, нейстон, бентос, добавляя перифитон как совокупность организмов, населяющих предметы, введенные в воду человеком. Группировка гидробионтов, населяющих различные твердые антропогенные субстраты, явно выделялась из всего населения водоемов. Эти организмы нельзя было

присоединить ни к одной из известных группировок. Введение в то время нового термина А. Л. Бенингом было обусловлено и необходимостью завершить систему экологических групп организмов, которая начала формироваться с выделением планктона В. Генzenом в 1887 г. [3]. Следует отметить, что еще ранее, в начале XX в., А. Seligo предложил для обозначения группировки гидробионтов на твердых субстратах в воде термин «Aufwuchs», от немецкого «обрастать». Этот термин существует до настоящего времени, однако используется редко (анализ частоты употребления терминов, касающихся перифитона в гидробиологической литературе, сделан в [4]).

А. Л. Бенинг первоначально выделил перифитон как группировку организмов только на антропогенных субстратах, однако впоследствии неоднократно показывалось, что принцип выделения в качестве биотопов перифитона именно антропогенного субстрата был сформулирован изначально слишком категорично [5–8 и др.]. В настоящее время принято, что происхождение субстрата не имеет решающего значения для обособления перифитона, важны его физические и химические свойства, локализация в водной среде. В качестве основного свойства рассматривается его «твердость», то есть способность выдерживать различные внешние воздействия, в том числе и биогенные, без существенного изменения качества самой поверхности. Если для бентических организмов проникновение внутрь донных осадков связано с раздвиганием частиц без нарушения их состава и качества, то проникновение в твердый субстрат может осуществляться только при его существенном нарушении или разрушении. Твердые субстраты устойчивы к гидрологическим воздействиям и могут служить достаточно стабильной опорой для прикрепления. Стоит при этом отметить, что однозначное проведение границ между типами субстратов, населенных гидробионтами, часто бывает затруднено из-за разнообразия не только их физико-химических свойств, но и масштабного соотношения размеров организмов и элементов биотопа. Так, совокупность песчинок представляет собой рыхлый, податливый для механических воздействий субстрат по отношению к моллюскам, но, в то же время, поверхность песчинок может рассматриваться как твердый субстрат для микроскопических водорослей. Наиболее распространенные субстраты в водоемах, на которых обитают организмы перифитона, можно вполне определенно перечислить: камень, древесина, металл, бетон, пластмассы, стекло, твердые покровы гидробионтов (раковины, панцири), высшие водные растения. Совокупность твердых субстратов в воде, на которых обитают организмы перифитона, представляет собой своеобразный биотоп перифиталь (аналогично бентали, пелагиали или нейстали для других группировок). Деятельность человека в настоящее время способствует значительному качественному и количественному расширению перифитали за счет создания гидросооружений, систем водоснабжения, плавсредств и т. п., внедрения и широкого использования совершенно новых материалов.

Выделение эколого-топических группировок гидробионтов определено концептуально важным положением гидробиологии о том, что гидросфера при всем своем единстве естественно дифференцируется на ряд экологически различных областей, зон жизни, принципиально различающихся по условиям. Это контурные области, или глобальные биотопы — нейсталь, бенталь, перифиталь и внутренняя — пелагиаль. Они населены организмами, имеющими свой специфический комплекс адаптаций. Концепция экологических группировок в аспекте перифитологии находит отражение в самом определении перифитона как группировки организмов, обитающих на разделе фаз твердый субстрат — вода [4, 9], то есть на одном из основных разделов, среди которых и такие, как раздел вода — атмосфера (нейсталь), вода — донные отложения (бенталь).

Автор термина «перифитон» определял его как совокупность организмов, «обрастающих» предметы. Термином «обрастание» обозначают как саму группировку, так и процесс формирования обрастания. При этом А. И. Раилкин считает, что «биообрастание» как процесс есть синоним термина «колонизация» [10]. Однако колонизация, т. е. процесс формирования и пополнения сообществ перифитона извне, это лишь одна из фаз сукцессии. Процесс обрастания субстратов, развития сообществ происходит также и за счет внутренних процессов в сообществах (рост, размножение организмов). Что касается самого «обрастание», то мы полагаем, что лучше не пользоваться им как синонимом термина «перифитона», а оставить за ним роль технического термина, связанного с проблемами биологических помех, биоповреждений, вызываемых жизнедеятельностью организмов и сообществ перифитона.

Процессы адсорбции, седиментации, в том числе биоседиментации, трансформации органического вещества, гибели гидробионтов и т. п. приводят к накоплению на субстратах осадков в виде органических и минеральных частиц. Этот детритно-минеральный комплекс создает своеобразный компонент перифитали как биотопа. Интенсивное накопление детрита и других осаждающихся частиц может настолько сильно изменить биотоп перифитали, что он трансформируется в бенталь. Это можно наблюдать, например, в облицованных бетоном каналах или технических водоемах, где изначально твердые элементы конструкций постепенно покрываются оседающими взвесями.

В донных отложениях происходят интенсивные процессы жизнедеятельности различных организмов и связанное с этим снижение содержания кислорода в воде придонного слоя. Этот факт послужил основой еще одного определения перифитона как группировки организмов, не только обитающих на твердых субстратах, но и находящихся за пределами специфического придонного слоя воды [5]. Некоторые авторы до сих пор считают его важным дополнением для характеристики биотопов перифитона [11]. Однако нам представляется, что и в этом случае следует в первую очередь обратить внимание на свойства самого субстрата, а не на его локализацию относительно дна и придонного слоя воды.

Живые организмы, органические и минеральные частицы, которые концентрируются на разделе фаз, представляют собой сложное структурно и функционально взаимосвязанное образование. Очевидно, исходя из этого R. Wetzel определил перифитон в широком смысле как сложное сообщество (complex community), включающее: «микробиоту (водоросли, бактерии, грибы, животные), неорганический и органический детрит, которые прикреплены к субстрату» [8]. Стремление подчеркнуть топическое и метаболическое единство в группировке видно и из следующего определения: «перифитон представляет собой сложное метаболическое единство водорослей, бактерий, грибов, беспозвоночных, мертвого органического и неорганического вещества» [12, с. 219]. Взаимосвязь живого, биокосного и косного вещества безусловно существует, что и определяет метаболическое единство сообществ со средой. Собственно, это и есть концепция экосистемы Ю. Одума, который не ограничивает экосистему масштабными рамками [13]. Если перифитон представить как систему следующей структуры: живые организмы + детрит + дисперсное неорганическое вещество на твердом субстрате (согласно указанным выше представлениям), то так же следует описывать и бентос, планктон и нейстон, что необходимо в рамках единых понятий об экологических группировках. Однако мы не видим здесь характеристик экологических группировок гидробионтов как таковых, это, скорее, типы микроэкосистем. Для обозначения совокупности живых организмов и детрита, минеральной взвеси в водной толще существует особый термин «сестон», который, однако, не имеет аналогов для других зон жизни в гидросфере. Таким образом, речь идет о подсистемах в пелагиали, перифитали, нейстали и т. д., а водоем должен рассматриваться как «большая» экосистема. Такой подход можно назвать *экологическим*, экосистемным. Однако заменяет ли он *гидробиологический* подход к перифи-

тону и другим гидробиологическим группировкам? Думается, что нет, их, видимо, следует рассматривать как параллельные. То есть речь идет о гидробиологических группировках организмов, которые представляют собой объективную реальность и существуют наряду с подсистемами экосистем водоемов. При этом целесообразно последним дать специфические оригинальные названия, а не заимствовать их и тем более не смешивать. Экологические группировки гидробионтов реально существуют в виде вполне конкретных популяций и сообществ организмов.

Некоторые противоречия, возникающие при различных подходах к одному и тому же явлению, как нам представляется, связаны с давно уже отмеченным нечетким разделением гидробиологии и экологии.

Вопрос о специфике гидробиологии как самостоятельной науки поднимался неоднократно [14–17]. Стоит вспомнить о широкой полемике по этому вопросу, которая происходила в 1950-х гг. [15, 16, 18]. Рассматривая проблему взаимосвязей гидробиологии и экологии, Л. А. Зенкевич, например, придерживался мнения о том, что совершенно ошибочно утверждение, будто гидробиология — это экология водных организмов. Не соглашаясь с ним, Г. В. Никольский утверждал, что гидробиология должна быть определена именно как экологическая дисциплина. Как экологию гидросферы определял гидробиологию Г. Г. Винберг [19], рассматривая вопрос о задачах, подразделениях последней.

На Пятом Международном экологическом конгрессе в 1990 г. экологии дано определение как биологической науке, которая исследует структуру и функционирование систем надорганизменного уровня (*популяции, сообщества, экосистемы*) в пространстве и во времени в естественных и измененных человеком условиях [20]. Как видим, в этом определении вполне четко указаны объекты, которые изучает экология, тем не менее, область ее все более и более расширяется.

Экология — классическая биологическая наука, выросшая из естественной истории [21]. К ней близки разделы гидробиологии, которые, как писал в начале 1940-х гг. J. Needham, имеют корни в натуральной истории (*natural history*) и носят в основном описательный характер взаимоотношений организма и среды [22]. Экология связана с изучением процессов трансформации потоков вещества и энергии, в которых участвуют организмы, в том числе и водные. Водоем как целое, как экосистема изначально представлял интерес для гидробиологии в этом аспекте. Видимо, здесь следует искать корни широкого использования термина «лимнология», который ввел в науку в 1892 г. F. Forel [22, 23] скорее как термин географический, но, по мнению некоторых авторов [17, 24], в настоящее время аналогичный термину «гидробиология» (в основном у англоязычных авторов).

В экологии в настоящее время все более доминируют социальный и «природопользовательский» подходы. Так, прямо указывается, что «гидроэкология — не только биологическая наука, но и социально-экологическая дисциплина...» [25, с. 9]. С этим направлением в экологии связаны проблемы охраны окружающей среды, широко тиражируемая в различной литературе проблема «сохранения биоразнообразия», прикладные вопросы изучения различных типов экосистем, в том числе и водных.

Отстаивая целесообразность замены термина «гидробиология» термином «гидроэкология», В. Е. Заика [12] приходит к заключению, что в настоящее время происходит революционный переворот в терминологии водной биологии и водной экологии: «эпоха гидробиологии, эпоха С. А. Зернова и Г. Г. Винберга уходит в историю», пишет он (с. 83). Однако что при этом изменяется — терминология или парадигма? Простой заменой термина «гидробиология» термином «гидроэкология» вряд ли можно решить сложные проблемы взаимоотношения крупных научных дисциплин.

Представляется, что гидробиология может рассматриваться как наука очень высокого ранга: геобиология, или наука о жизни на Земле (поскольку уже существует и экзобиология), включает гидробиологию и аэробиологию (еще С. А. Зернов [26] пи-

сал, что «антитезой гидробиологии является, вернее — должна еще явиться аэриобиология» (с. 7). Эти две среды, гидросфера и сфера наземного существования организмов, естественно выделяются в биосфере как основные области жизни на Земле.

Два аспекта жизни на Земле — жизнь организма и жизнь биосферы неразрывно связаны [27]. Жизнь присуща не только организму, но и биосфере. И объединяет эти два аспекта жизни концепция живого вещества, предложенная и разработанная В. И. Вернадским [28, 29].

Придавая живому веществу биосферы глобальный геохимический смысл, он рассматривал его как совокупность всех живых организмов в их массе, энергии и содержании химических элементов. В. И. Вернадский ввел понятия сгущений, биологических разностей живого вещества. Биосферная непрерывность живого вещества существует вместе с фундаментальной его дискретностью — дифференциацией живого организма. Вполне определено должно быть выделено живое вещество аэросферы (наземной части биосферы) и гидросферы. Одной из важных характеристик земной биосферы является ее обводненность, наличие воды в жидкой фазе [30]. Целесообразно для дифференциации гидробионтной и аэриобионтной совокупностей живого вещества биосферы взять отношение к внутренней и внешней (средовой) воде. Вполне очевидно, что для гидробионтов эта связь организма с внешней водной средой гораздо более тесная, чем у аэриобионтов, которые вырабатывают разнообразные адаптации ограничения контакта со средой и снижения потерь воды.

Важной характеристикой живого вещества является его дисперсность. Если на суше процессы первичного продуцирования осуществляются в основном за счет макрофитов, то в водной среде — за счет субмикроскопических и микроскопических водорослей. То есть увеличение активной фотосинтезирующей поверхности происходит в аэросфере в основном за счет индивидуальных адаптаций (увеличения удельной поверхности тела), а в гидросфере — за счет увеличения интегральной поверхности популяций и сообществ. Просматривается некоторая аналогия с экоморфологией [31]. Если для такой экоморфологической категории, как адсобионты, характерно увеличение поверхности тела, так как максимальный контакт со средой есть основа для их жизнедеятельности, адсотрофного питания, то для фагобионтов, наоборот, характерно уменьшение контакта со средой, уменьшение относительной поверхности тела. Вода обитаемой части гидросферы является не инертной внешней средой и не только элементом среды, но биокосным веществом, живые организмы и неорганическая косная материя здесь тесно между собой связаны [32].

По-разному используется и заполняется пространство гидробионтами и аэриобионтами. В силу малой плотности атмосферы и поэтому значительной отрицательной плавучести абсолютно всех аэриобионтов, для живого вещества на суше вертикальная составляющая осей пространства очень мала (десятки метров, если не принимать во внимание временных обитателей тропосферы, таких как насекомые, птицы). В гидросфере, напротив, широко распространены организмы со всеми тремя типами плавучести (отрицательной, положительной и нулевой). Это и обусловило «заполненность» гидросферы живым веществом во всем объеме.

Касаясь фундаментальных различий между живым и косным веществом, В. И. Вернадский отмечал их разное отношение к историческому и геологическому времени — процессы в живом веществе происходят в историческом, а в косном — в геологическом масштабах времени [33]. Однако, если рассматривать видовое живое вещество как одну из важных разностей живого вещества, то следует считать, что живое вещество существует как в историческом (скорее — биологическом) времени, так и в геологическом. Для тех или иных разностей живого вещества время (а также пространство) выглядит по-разному. Подавляющее большинство аэриобионтов живет в «циклическом» времени, определяемом сменой суточного освещения, в то время как огромное количество гидробионтов — прямо-

го воздействия регулирующей функции смены дня и ночи. Информация о смене дня и ночи передается «по цепочке» от фотической зоны в глубину в виде поведенческих реакций самих организмов, а также опосредованной смены условий абиотической среды.

Структура живого вещества обладает огромным разнообразием в соответствии не только с богатством видов (современных и вымерших), но и богатством экоморф. Специфическая неоднородность живого вещества лежит, очевидно, в основе биоразнообразия всей биосферы [34]. При этом основные функции живого вещества биосферы могут сводиться к нескольким: энергетической, продукционно-деструкционной, концентрационной, трансформационной, транспортной, диверсификационной, информационной (табл. 1).

Таблица 1

Основные функции живого вещества биосферы

Функция	Характеристика процессов
Энергетическая	Поглощение солнечной энергии и энергии химических соединений, передача энергии по пищевым сетям, биохимическая деградация энергии до тепловой
Продукционно-деструкционная	Биосинтез органического вещества, накопление биомассы. Механическая и биохимическая деструкция органического вещества, вовлечение вещества в биотические круговороты
Концентрационная	Избирательное накопление в ходе жизнедеятельности определенных химических элементов и веществ, накопление органического и неорганического вещества в специфических сгущениях
Трансформационная	Биогенная трансформация среды, микроландшафта, биотопа за счет механического воздействия, выделения биогенного вещества, поглощения веществ
Транспортная	Перенос вещества в различных направлениях, в том числе – против силы тяжести
Диверсификационная	Поддержание необходимого разнообразия в биосфере за счет специфических разностей живого вещества
Информационная	Сохранение и передача генетической информации. Переработка потоков информации в процессе разнообразных взаимодействий между организмами, их ассоциациями и со средой

В своем анализе неоднородности живого вещества В. И. Вернадский выделял несколько наиболее существенных сгущений, в том числе такие как планктонное, бентосное, прибрежное. Сгущения живого вещества, неоднородности определенным образом соответствуют структурированности, неоднородности водной среды, структуре разделов, граничных областей и внутренних зон [35]. Именно на одном из важных разделов сред — на разделе водной среды и твердых субстратов формируются и функционируют сообщества группировки перифитон. Следует подчеркнуть, что, если перифиталь есть система косного и биокосного вещества, то сама экологическая группировка перифитон представляет собой только специфически структурированное в виде организмов и их ассоциаций *живое вещество*.

За такими категориями, как планктон, бентос, перифитон, закрепилось название экологических группировок. Экологические или экотопические группировки гидробионтов должны рассматриваться как специфические «разности» живого вещества. Живое вещество гидросферы существует в виде этих разностей (наряду с другими), поэтому гидробиология как наука о живом веществе гидросферы может быть охарактеризована и как наука о специфических для гидробионтов экологических группировках.

Одно из важнейших свойств живого вещества — его дифференциация и дискретность в виде отдельных организмов, «неделимых», по выражению В. И. Вернадского. В то же время дискретные организмы всегда существуют в биотических ассоциациях — семья, стая, консорция, ценопопуляция, популяция, сообщество и др., которые находятся в системе постоянных взаимосвязей со средой, функционируют за счет

ресурсов среды, образуя экосистемы, биогеоценозы, биогидроценозы. Таким образом, экосистема — не только важнейший объект исследования экологии, но водная экосистема как биокосная система — объект исследования гидробиологии. Гидробиология должна быть наукой о живом веществе гидросферы, о формировании и взаимодействии специфических для нее разновидностей живого вещества, о специфических его сгущениях в их взаимодействии со средой. Как полагают К. М. Хайлов с соавторами [36], следует говорить о разнообразных сгущениях живого вещества, «организованных в форме биосферы» (с. 13). Экологические группировки гидробионтов — это и один из типов сгущений в биосфере.

Еще в 1907 г. Э. Бердж в своем докладе «Дыхание озера (The respiration of an inland lake)» сравнивал озеро с живым организмом, он предлагал аналогию с гигантской амебой или кровеносной системой высших организмов (Цит. по [23]). Он отмечал, что дыхание озера может быть внешним и внутренним. Во внутреннем дыхании, то есть газообмене и трансформации вещества в границах экосистемы водоема, существеннейшую роль играют живые организмы. Но, как подчеркивал К. М. Хайлов [37], и «безжизненный водоем живет минеральной жизнью» (с. 20), имея в виду сложные процессы водообмена, транспорта и трансформации различных веществ; тем более живет своей специфической жизнью водоем населенный, обитаемый. Живой водоем, жизнь водоема, функционирование гидроэкосистемы — безусловно, являются предметом гидробиологии.

Одна из концепций, обосновывающих «универсальность» экологии, состоит в том, что биосфера представляет собой простую сумму экосистем (ее можно составить из экосистем, как из кубиков); однако такую совокупность следовало бы называть экосферой [38], поскольку биосфера является не простой суммой экосистем, а биокосной системой более высокого порядка со своими эмерджентными свойствами.

Представляется, что на основе дальнейшего развития и углубления идей В. И. Вернадского о биосфере и живом веществе будет формироваться новая парадигма гидробиологии. В основу ее будут положены представления о живом веществе гидросферы, его сгущениях, биокосных системах и их функционировании, что неизбежно отразится и на разделах этой науки, таких как перифитология или планктология, однако задачи предыдущих этапов не становятся при этом менее важными.

На рубеже XX и XXI столетия на Конгрессах Международной Ассоциации теоретической и прикладной лимнологии как наиболее важные предлагалось рассматривать следующие проблемы: количество и качество пресной воды, потерю биологического разнообразия, последствия изменений климата, устойчивое использование природных ресурсов [39, 40]. Перифитология не может стоять в стороне от решения этих обширных проблем.

Как отмечалось, сообщества перифитона функционально представляют собой «микрокосм», который включает внутренние автотрофные и гетеротрофные процессы, происходящие в пределах пограничного слоя [41]. Собственно гидродинамический пограничный слой является адаптивной зоной для достаточно мелких организмов [4, 42], однако в сукцессионном аспекте начальные стадии колонизации и формирования сообществ всегда проходят через фазу прикрепления микроскопических и субмикроскопических зачатков. Поэтому процессы начального накопления живого вещества на разделе твердый субстрат — вода требуют самого пристального изучения. Необходимо дальнейшее развитие подходов к изучению структуры сообществ, их классификации и типизации, изучению функциональных особенностей взаимодействий между живым, биокосным и косным веществом в подсистеме перифитона. Требуют глубоких научных гидробиологических обоснований методы как ограничения биологических помех, связанных с жизнедеятельностью сообществ перифито-

на, так и использования их высокого продукционного потенциала, а также высокой активности в процессах самоочищения водоемов. Все эти вопросы необходимо рассматривать в общей связи исследований структуры и функционирования живого вещества гидросферы.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Никольский Г. В. О содержании и структуре гидробиологии как биологической дисциплины // Гидробиол. журн. 1970. Т. 6. № 4. С. 132–135.
2. Бенинг А. Л. К изучению придонной жизни реки Волги. Монографии Волжск. биол. станции. Саратов, 1924. 398 с.
3. Винберг Г. Г. Гидробиология // История биологии (с начала XX века до наших дней). М.: Наука, 1975. С. 231–248.
4. Протасов А. А. Пресноводный перифитон. Киев: Наук. думка, 1994. 307 с.
5. Дуплаков С. Н. Материалы к изучению перифитона // Тр. Лимнологической станции в Косине. 1933. Вып. 16. С. 3–160.
6. Зевина Г. Б. Обрастание в морях СССР. М.: Изд-во МГУ, 1972. 216 с.
7. Карзинкин Г. С. К изучению бактериального перифитона // Тр. Лимнологической станции в Косине. 1934. Вып. 17. С. 21–44.
8. Wetzel R. G. Opening remarks // Periphyton of freshwater ecosystems. The Hague: Dr. W. Junk Publ. 1983. P. 3–4.
9. Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 152 с.
10. Раилкин А. И. Процессы колонизации и защита от биообрастания. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского гос. ун-та, 1998. 272 с.
11. Скальская И. А. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 2002. 256 с.
12. Макаревич Т. А. Первичная продукция перифитона: проблемы и задачи // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Мат-лы междунар. конф. 20–25 сентября 1999 г. Минск, Нарочь: БГУ, 2000. С. 219–225.
13. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
14. Муравейский С. В. Пути построения теории биологической продуктивности водоемов // Зоол. журн. 1936. № 4. С. 563–586.
15. Никольский Г. В. О некоторых вопросах гидробиологии // Журн. общ. биол. 1954. Т. 15. № 3. С. 225–232.
16. Скадовский С. Н. К вопросу о гидробиологии, ее содержании и задачах // Зоол. журн. 1951. Т. 30. Вып. 5. С. 398–404.
17. Заика В. Е. К столетию гидробиологии // Экология моря. 2003. Вып. 63. С. 81–83.
18. Зенкевич Л. А. Достижения и перспективы развития советской гидробиологии, преимущественно для морских водоемов // Зоол. журн. 1951. Т. 30. Вып. 2. С. 111–120.
19. Винберг Г. Г. Гидробиология как экологическая наука // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13. № 5. С. 5–15.
20. Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
21. Гиляров А. М. «Pouvoir de la vie»: Ж. Б. Ламарк в предыстории экологии // Природа. 1999. № 4. С. 21–28.
22. Needham J. G. Fragments of the history of Hydrobiology // A Symposium of Hydrobiology / Madison: University of Wisconsin Press, 1941. P. 3–11.
23. Ghilarov A. V. The progress of ecology on the limnological road // Russ. J. Aquat. Ecol. 1994. 3(2). P. 89–97.
24. Kajak Z. Hydrobiologia-Limnologia. Ekosystemy wod srodladowych. Warszawa: Wyd. Naukowe PWN, 1998. 355 s.
25. Романенко В. Д. Учение В. И. Вернадского о природных водах и его роль в развитии современной гидроэкологии // Гидробиол. журн. 2003. Т. 39. № 3. С. 3–10.
26. Зернов А. С. Общая гидробиология. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 587 с.
27. Weiner J. Zycie i ewolucja biosfery. Warszawa: Wydawn. naukowe PWN, 1999. 590 s.

28. Вернадский В. И. Живое вещество в химии моря. Петроград: Научное Химико-Техническое Изд-во, 1923. 37 с.
29. Вернадский В. И. Живое вещество. М.: Наука, 1978. 358 с.
30. Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: 1987. 339 с.
31. Алеев Ю. Г. Экоморфология. Киев: Наук. думка, 1986. 423 с.
32. Перельман А. И. Геохимия природных вод. М.: Наука, 1982. 154 с.
33. Вернадский В. И. Научная мысль как планетное явление. М.: Наука, 1991. 271 с.
34. Протасов А. А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикоология. Киев, 2002. 105 с.
35. Айзатуллин Т. А., Лебедев В. Л., Хайлов К. М. Океан. Активные поверхности и жизнь. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 192 с.
36. Хайлов К. М., Празукин А. В., Минкина Н. И., Павлова Е. В. Концентрация и функциональная активность живого вещества в сгущениях разного уровня организации // Успехи совр. биологии, 1999. Т. 119. С. 3–14.
37. Хайлов К. М. Что такое жизнь на земле? Одесса: Друк, 2001. 238 с.
38. Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.
39. Burns C. W. Towards tomorrow: Taking SIL into the 21<sup>st</sup> century // Verh. Internat. Verein. Limnol. 2000. 27. P. 1–5.
40. Burns C.W. Wither limnology? – revisited // Verh. Internat. Verein. Limnol. 2002. 28. P. 1–6.
41. Wetzel R. G. Recommendation of future research on periphyton // Periphyton of freshwater ecosystems. The Hague: Dr. W. Junk Publ. 1983a. P. 339–346.
42. Довгаль И. В. Гидродинамические факторы эволюции пространственной структуры сообществ обрастания // Палеонтологический журнал. 1998. № 6. С. 12–15.

**Игорь Васильевич ДОВГАЛЬ** —  
Институт зоологии  
им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
Киев, Украина

УДК 593.1:591.524.1:532.526

### **МИКРОПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ПЕРИФИТОННЫХ ПРОСТЕЙШИХ И ЕЕ СВЯЗЬ С ГИДРОДИНАМИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ\***

*АННОТАЦИЯ. В статье в статике и динамике рассматриваются особенности микропространственной структуры сообществ перифитонных простейших, которая в значительной мере определяется параметрами гидродинамического пограничного слоя у поверхности субстрата. С этой структурой связано формирование высокопродуктивных группировок простейших.*

*The peculiarities of microspatial structure of periphytonic protist communities have considered both in the statics and dynamics. The sufficient role of hydrodynamic boundary layer near the surface that responsible for the formation of the highly-productive communities of protists is suggested.*

\*Автор глубоко признателен д. б. н. А. И. Раилкину (С.-Петербургский государственный университет) за ценные замечания, сделанные в процессе работы над рукописью данной статьи.